© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 147—152	Bonn, August 1988

Zur Ökologie der Hochmoorlibellen

Wolfgang Dreyer

Abstract. Ecological aspects of dragonflies inhabiting sphagnum bogs. — Eleven per cent of the European dragonflies are inhabitants of sphagnum bogs. The following factors are prominent in influencing the life of dragonflies in these extreme habitats: strong fluctuations of acidity, pronounced fluctuations of temperature during day and night, low secondary production, deficiency of vertical plant structures and the isolation of these habitat islands. Several adaptations of dragonflies living in moorlands are discussed. The two-dimensional plant structure of moorland ponds is considered to be an important factor hindering immigration. Moorland waters becoming eutrophic exhibit more vertical plant structures and thus also more immigrating species with endophytic oviposition habits.

Key words. Odonata, sphagnum bogs, adaptations.

Einleitung

Libellen haben sich als hochmobile Insekten fast alle limnischen Lebensräume erschlossen. Die unterschiedliche Ausprägung aquatischer Biotope und die Variabilität ihrer abiotischen und biotischen Faktoren lassen sich gut an den Lebensformtypen der Libellen ablesen. Wir finden darunter Spezialisten und Generalisten. Bei der Darstellung von Adaptionsleistungen ist vor allem die Betrachtung von Extremstandorten, wie Hochmoore für Libellen, interessant. Die Biologie von Moorlibellen ist gut untersucht (Schmidt, 1964). Im Zuge faunistischer Erfassungen liegen zahlreiche Artenlisten moorbewohnender Libellen vor (z. B. Peus 1932; Schmidt 1978, 1980). Für einzelne Arten wurden populationsökologische Untersuchungen durchgeführt (Pajunen 1962). Jacob (1969) versuchte eine Typisierung von Libellen nach „vergesellschafteten" Arten und beschreibt Moorlibellen als Sozietät „tyrphobionter" und „tyrphophiler" Arten. Eine synökologisch ausgerichtete Betrachtung von Moorlibellen fehlt jedoch bisher. Es soll hier deshalb versucht werden, Moorlibellen nach verschiedenen ökologischen Gesichtspunkten zu charakterisieren.

Moorlibellen in taxonomischer und geographischer Sicht

Die Ordnung Odonata ist in Europa mit 41 Gattungen vertreten. Nur 4 Gattungen stellen moorbewohnende Arten in unterschiedlichen Anteilen (Tab. 1). Die Gattung *Leucorrhinia* ist ausschließlich in Hochmooren oder in anmoorigen Gewässern zu finden. Bei der Gattung *Somatochlora* und *Aeshna* sind auffallend viele Arten moorbewohnend. Beide Gattungen weisen deutliche Bevorzugung dieser isolierten, inselartigen Moorbiotope auf. Die artenreiche Gattung *Coenagrion* (Europa: 12 Arten) stellt nur 2 Moorspezialisten.

Innerhalb einer Gattung gibt es Präferenzen einzelner Arten für Moore unterschiedlicher geographischer Lage und Höhenstufen. Soweit geographische Überschneidungen der Lebensräume nah verwandter Arten auftreten, liegen oft phänolo-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

gische Trennungen der Flugzeiten und der Paarungsaktivitäten vor. Betrachtet man das Artenspektrum der Hochmoorlibellen nach dem Verhältnis von Zygopteren zu Anisopteren, so liegt der Schwerpunkt deutlich bei den mobileren Anisopteren.

Mit 12 Arten stellen die mit großem Dispersionsvermögen ausgestatteten Anisopteren die dominate Gruppe unter den Moorlibellen, während die Zygopteren mit nur 2 Arten vertreten sind (Tab. 1).

Tab. 1: Hochmoorlibellen und ihre geographische Verbreitung in Europa.

Hochmoorarten (Odonata)	Westl. Mittelmeer	Alpen	Mittelgebirge	Tiefebene	Fennoskandien	Kaukasus
Zygoptera						
Coenagrion armatum				x	x	x
Coenagrion hastulatum	x	x	x	x	x	
Anisoptera						
Aeshna caerulea		x	x		x	x
Aeshna juncea	x	x	x	x	x	x
Aeshna subarctica		x	x	x	x	
Somatochlora alpestris		x	x		x	
Somatochlora sahlbergi					x	
Leucorrhinia albifrons			x	x	x	
Leucorrhinia caudalis		x	x	x	x	
Leucorrhinia circassica						x
Leucorrhinia dubia	x	x	x	x	x	
Leucorrhinia rubicunda			x	x	x	
Leucorrhinia pectoralis	x	x	x	x	x	x

Ökologische Faktoren von Mooren

Auf den ersten Blick bieten Moore für Libellen ein Angebot an Gewässern zu ihrer Larvalentwicklung. Als ausgeprägte Klein- und Kleinstgewässer sind allerdings Moorschlenken gekennzeichnet von hohen pH-Wert-Schwankungen mit Mittelwerten im sauren Bereich. So fand Hölzer (mdl.) bei Langzeituntersuchungen in Schwarzwaldmooren nach Regenfällen kurzfristige Schwankungen von pH 2—6. Zusätzlich zeichnen sich diese Kleinstgewässer durch isolierte Insellagen aus. Eine „Verinselung" von Mooren wird durch anthropogene Einflüsse zunehmend verstärkt. Nach Heydemann (1980) existieren in Schleswig-Holstein von früher etwa 45 000 ha Hochmoor heute noch 5 600 ha (= 12,4 %) in 100 isolierten Einzelbiotopen. Die Sekundärproduktion von Moorgewässern ist geringer als die anderer limnischer Systeme. Mehrere Tierordnungen bzw. -familien (z. B. Mollusca, Plecoptera, Chironomidae) kommen hier nicht vor und fallen damit als potentielle Beutearten für Libellen aus (Pschorn-Walcher 1984).

Moore sind durch extreme Klimafaktoren gekennzeichnet. Hohe Insolations- und Absorptionsraten bei Tage sowie überdurchschnittliche Albedo-Raten während der Nacht erfordern eine besondere Thermoregulation moorbewohnender Insekten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

Typisch für Moore ist die zweidimensional-flächige Pflanzenstruktur. Es herrschen flachwüchsige Sphagnenpolster vor. Mit Ausnahme von Wollgrasbülten fehlen hochwachsende Pflanzen einer Verlandungsvegetation.

Ökologische Faktoren von Mooren und ihre Auswirkungen auf Libellen

pH-Wert: Anpassungen an wechselnde Säurewerte sind bei Libellen kaum untersucht. Wahrscheinlich spielt die Azidität für die Larven eine untergeordnete Rolle. Anisopteren-Larven verfügen im resorptionsaktiven Enddarm über „Chloridepithelien", die Ionengefälle in hypotonischen Medien ausgleichen können (Wichard & Komnick 1974). Lutz (1984) berichtet von Versuchen, die Eier von sechs Großlibellen-Arten in Medien mit unterschiedlichen pH-Werten zur Entwicklung zu bringen. Weder niedrige (pH 2) noch hohe Werte (pH 14) zeigten erkennbare negative Einflüsse auf die Entwicklung.

Klimatische Faktoren: Die besonderen moorklimatischen Verhältnisse beeinflussen Moorlibellen in zwei Lebensstadien: die Imagines sind während ihrer Reproduktionsphase hohen Tagestemperaturen ausgesetzt, die zur Überhitzung dieser ektothermen Insekten führen können. Das gilt auch für die Larven, die in flutenden Sphagnen durch den Braunwassereffekt in den Moorschlenken mit Oberflächentemperaturen von ca. 30 °C am Tag und hohen Abkühlungsraten auf 10—15 °C während der Nacht konfrontiert werden (Abb. 1). Hohe Wassertemperaturen beschleunigen darüber hinaus die Sauerstoffzehrung und erschweren den larvalen Gasaus-

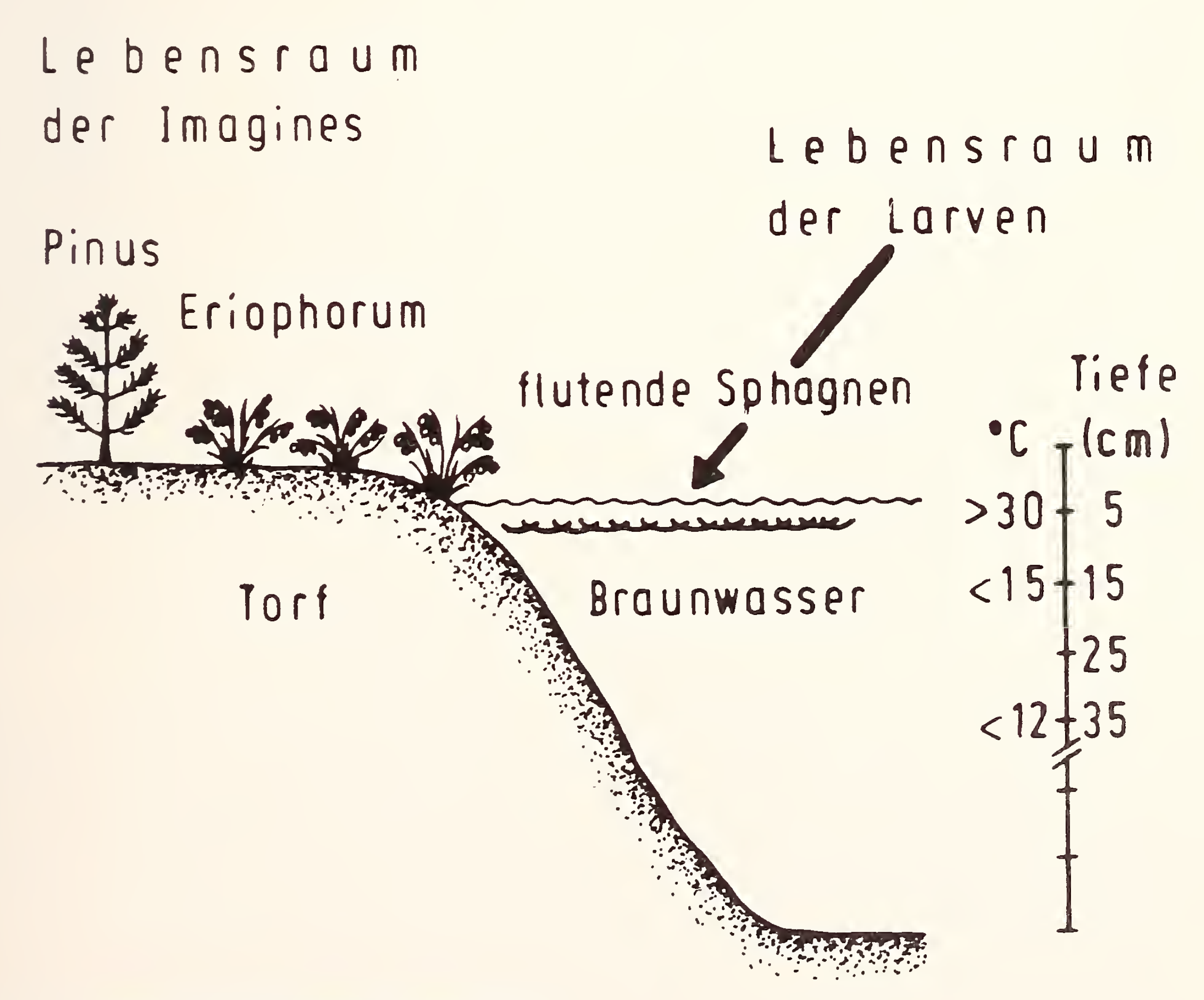


Abb. 1: Schema eines Spagnumgewässers.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

tausch. Für Libellen sind eine Reihe von thermischen Adaptionen gefunden worden, die für Moorarten besonders zutreffen: May (1978) zeigt drei Mechanismen thermischer Anpassung bei Libellenimagines auf, die eine Kontrolle der Körpertemperatur ermöglichen:

— Kontrolle des Haemolymphflusses vom Thorax zum Abdomen.
— Abschaltung der wärmeerzeugenden Flugmuskulatur und Übergang zum Gleitflug („perching").
  Gleitflüge sind typische Verhaltensweisen der Gattungen *Leucorrhinia*, *Somatochlora* und *Aeshna*.
— Verlagerung der Flug- und Sexualaktivität in günstigere Tages- bzw. Jahreszeiten.

Diese thermische Anpassung ermöglicht es z. B. *Aeshna subarctica*, alpine Hangmoore in Höhen von 1500—1800 Metern zu besiedeln und dort bereits Anfang Juli zu fliegen.

Zusätzlich zeigen viele Imagines von Moorlibellen einen ausgeprägten Melanismus. Hierfür bieten sich nach Kettlewell (1973) zwei Funktionen an. Einmal ein Tarneffekt („background melanism") für sitzende Imagines vor dem moortypisch dunklen Hintergrund. Zum anderen auch ein „thermopluvialer Melanismus", der am frühen Morgen eine Aufheizung der dunklen Imagines begünstigt und eine Vorverlegung der Aktivität ermöglicht. Sternberg (1987) konnte zeigen, daß die moorbewohnende Alpen-Mosaikjungfer (*Aeshna caerulea*) einen Mechanismus besitzt, ihre Körperfärbung je nach Temperatur reversibel zu variieren. Unter 16 °C verändert sich das Tyndall-Blau der Augen und der Abdominalflecken zu einem schmutzigen Grau. Die bei niedrigen Temperaturen immobilen Alpen-Mosaikjungfern sind so besser an Baumrinde (*Pinus*) angepaßt und tarnen ihre tagsüber auffällige Kontrastfärbung. Die nachts dunklere Körperfärbung ermöglicht wahrscheinlich am Morgen eine schnellere Aufheizung, die durch die temperaturabhängige Umfärbung steuerbar wird. Allerdings fand Veron (1974b) bei der australischen Lestide *Austrolestes annulosus* nur einen Temperaturgradienten von 0,23 °C zwischen den dunkleren und helleren Abdomenphasen. Wahrscheinlich dienen abdominale Chromatophoren auch dazu, die Orientierung der dorsalen Körperflächen zur Sonne zu erleichtern und Überhitzung bei rasch ansteigenden Temperaturen zu vermeiden. Temperaturgesteuerte Melanisierung und Verhaltensweisen wie das „perching" wirken sicher zusammen, um Lebensräume mit extremen, schnell aufeinanderfolgenden Wetterbedingungen wie die Hochmoore besiedeln zu können.

Bei Larven, die im Oberflächenbereich von Moorschlenken leben, würden hohe Wassertemperaturen zu einer Beschleunigung der Entwicklung führen. Dies könnte in sekundär produktionsarmen Mooren zur frühzeitigen Erschöpfung von Nahrungsressourcen und zur Gefährdung der Population führen. Norling (1976) konnte in Schweden zeigen, daß bei *Leucorrhinia dubia* die Entwicklung der Larven an unterschiedliche abiotische Faktoren gekoppelt ist. Junglarven entwickeln sich ausschließlich nach Tageslängenkriterien, also unabhängig von der Temperatur. Lediglich die letzten Larvenstadien sind temperatursensibel, unabhängig von der Tageslänge. Mit diesen Mechanismen erreicht *L. dubia* eine Entkoppelung der Wachstumsstadien von der Temperatur und eine Synchronisation der metamorphosereifen Altlarven beim Schlupf. Die Moorart *L. dubia* sorgt damit für eine synchronisierte Bereit-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

stellung von männlichen und weiblichen Tieren, die für eine erfolgreiche Reproduktion in isolierten Insellagen Voraussetzung für das Überleben einer Art ist. Außerdem dämpft die abwechselnde Koppelung von Entwicklungsstadien an verschiedene Steuerfaktoren die Wirkung eines abiotischen Extremfaktors, wie ihn die Temperatur im Moorökosystem darstellt.

Pflanzenstruktur: Hochmoore weisen aus produktionsbiologischer Sicht, im Vergleich zu anderen zweidimensionalen Gesellschaften (z. B. Wiesen und Weiden), eine relativ hohe Primärproduktion auf (10000—15000 g / m² / Jahr) (Smith & Forrest 1978). Bedingt durch den hohen Anteil der Sphagnen an der Primärproduktion und die geringe Pflanzendiversität, entstehen in den Moorschlenken vor allem waagerechte Pflanzenstrukturen. Eine senkrechte Pflanzenarchitektur fehlt fast völlig. Dies wirkt sich auf die Libellenfauna aus, denn 50 % der mitteleuropäischen Arten legen ihre Eier unter weitgehender Spezialisierung auf Pflanzenarten oder bestimmte Pflanzenarchitektur endophytisch ab. Allein 7 Libellenarten (vor allem Lestidae) benötigen ausschließlich senkrechte Pflanzenstrukturen zur Eiablage und kommen deshalb in Hochmooren nicht vor.

Somit dürfte die geringe Libellendiversität in Hochmooren neben den autökologischen Faktoren vor allem in der Nischenarmut an dreidimensionalen Pflanzenstrukturen begründet sein.

Lenz (1988) fand bei der vergleichenden Untersuchung von isolierten eutrophen Kleinstbiotopen, daß das Verhältnis der relativen Häufigkeit waagerecht ablegender Coenagrioniden-Arten zu senkrecht ablegenden *Lestes*-Arten mit dem Angebot an waagerechten und senkrechten Pflanzenstrukturen positiv korreliert ist (Spearman Rangkorrelation, $r_S = 0{,}75^{**}$). Selbst die Diversität der Odonatenfauna ist mit der Strukturvielfalt positiv verknüpft ($y = 1{,}193\ x + 0{,}434$; $r = 0{,}61^{*}$). Das dürfte auch erklären, warum nur ein geringer Teil der heimischen Odonatenfauna tyrphobiont ist. Darüber hinaus ergibt ein genereller Vergleich von Habitatspezialisten mit der Artenzahl in einer Libellenfamilie eine hoch gesicherte lineare Beziehung (Spearman Rangkorrelation, $r_S = 0{,}96^{***}$). Je mehr Arten eine Familie aufweist, um so mehr Spezialisten und um so mehr Generalisten treten auf (Spearman Rangkorrelation, $r_S = 0{,}69^{*}$) (Dreyer, unpubl.). Somit stellen Hochmoore einen Lebensraum dar, der nur von wenigen spezialisierten Arten innerhalb von vier Gattungen der europäischen Odonata erschlossen wurde, — im Sinne einer Nischenerweiterung und Abgrenzung gegenüber wenig spezialisierten Lebensformtypen. Hochmoorlibellen legen ihre Eier überwiegend exophytisch ab und kompensieren so die Armut an dreidimensionalen Pflanzenstrukturen.

Ausblick

Spezifische Moorlibellen sind Arten, die an die extremen abiotischen Faktoren und an die pflanzliche Strukturarmut von Hochmooren angepaßt sind. Moorzerstörung oder Veränderung der spezifischen Moorstruktur gefährdet in Mitteleuropa 11 Arten der Libellenfauna. Mooreutrophierung erhöht zwar die Artenzahl von Libellen, gefährdet aber die Moorspezialisten. Deshalb fordert der Naturschutz zu Recht die Erhaltung möglichst großflächiger, ungestörter Moore. Aus ökologischer Sicht wäre es wünschenswert, synökologische Untersuchungen des Besiedlungsvermögens, Studien von Arten-Areal-Beziehungen und von populationsgenetischen Fragestellungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.biologiezentrum.at

durchzuführen. Denn erst die Lösung dieser Fragen ermöglicht eine gesicherte Beurteilung schützenswerter Standorte zur Erhaltung von Moorarten.

Zusammenfassung

Rund 11 % der 127 europäischen Libellenarten sind Bewohner von Hochmooren. Diese Lebensräume zeichnen sich durch eine Fülle außergewöhnlicher ökologischer Faktoren aus: Extreme Schwankungen der Azidität, Temperaturschwankungen von oft mehr als 15°C im Tagesgang, eine geringe Sekundärproduktion trotz hoher Primärproduktion, ökologische Insellage mit hohem, zunehmenden Isolationsgrad und ein Defizit an dreidimensionaler Pflanzenstruktur. Die Anpassung der Moorlibellen an autökologische Parameter wird diskutiert, vor allem aber die zweidimensionale Struktur und geringe Diversität von Pflanzen als Hinderungsfaktor für eine Besiedlung endophytisch ablegender Libellenarten erläutert. Ein Vergleich mit eutrophen Lebensräumen zeigt, daß die Libellendiversität mit der Strukturvielfalt dieser Lebensräume verknüpft ist.

Literatur

Dreyer, H. (1964): Beiträge zur Ökologie und Biologie der Libellen des Fränkischen Weihergebietes. — Ber. naturf. Ges. Bamberg 39: 74—84.

Dreyer, W. (1986): Die Libellen. Das umfassende Handbuch zur Biologie und Ökologie aller mitteleuropäischen Arten mit Bestimmungsschlüssel für Imagines und Larven. — Gerstenberg, 219 pp.

Heydemann, B. & J. Müller-Karch (1980): Biologischer Atlas Schleswig-Holsteins. — Wachholtz Verlag, Neumünster.

Jacob, U. (1969): Untersuchungen zu den Beziehungen zwischen Ökologie und Verbreitung heimischer Libellen. — Faun. Abhdlg. 2, Nr. 24: 197—238.

Kettlewell, B. (1973): The Evolution of Melanism. — Clarendon Press, Oxford. 423 pp.

Lenz, N. (1988): Ökologische Untersuchungen an Libellen isolierter Kleingewässer Schleswig-Holsteins. — Diplomarbeit, Universität Kiel.

Lutz, P. E. in: Corbet, P. S. (1984): Current topics in dragonfly biology. — Societas Internationalis Odonatologica Rapid Communications (Suppl.) 2, 46 pp. Utrecht.

May, M. L. (1987): Thermal adaptations of dragonflies. — Odonatologica 1: 27—47.

Norling, U. (1976): Seasonal regulation in *Leucorrhinia dubia* (Van der Linden) (Anisoptera, Libellulidae). — Odonatologica 3: 245—263.

Peus, F. (1932): Die Tierwelt der Moore. Berlin, 277 pp.

Pschorn-Walcher, H. (1984): Hochmoore in tierökologischer Sicht. — Christiana Albertina: 19: 42—46.

Schmidt, E. (1964): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hochmoorlibellen (Odonata). — Z. Wiss. Zool. 169: 313—386.

— (1978): Odonata, in Limnofauna Europaea. Hrsgb. J. Illies, Fischer: 274—279.

— (1980): Zur Gefährdung von Moorlibellen in der Bundesrepublik Deutschland. — Natur und Landschaft 55 (1): 16—18.

Smith, R.A.H. & G.I. Forrest (1978): Field Estimates of Primary Production. — in: Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands. (Ed. O. W. Heal and D. F. Perkins), Springer; 17—37.

Sternberg, K. (1987): On reversible, temperature-dependent colour change in males of the dragonfly *Aeshna caerulea* (Ström, 1783) (Anisoptera: Aeshnidae). — Odonatologica 16 (1): 57—66.

Wichard, W. & H. Komnick (1974): Zur Feinstruktur der rektalen Tracheenkiemen von anisopteren Libellenlarven. — Odonatologica 2: 121—135.

Veron, J.E.N. (1973): The Role of Physiological Colour Change in the Thermoregulation of *Austrolestes annulosus* (Selys). — Aust. J. Zool. 22: 457—469.

Dr. Wolfgang Dreyer, Zoologisches Museum, Hegewischstraße 3, D-2300 Kiel 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Dreyer Wolfgang

Artikel/Article: Zur Ökologie der Hochmoorlibellen 147-152